Die Anlage der Zeichnung

und deren

physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen.

Inaugural-Schrift

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Jonathan Zenneck

aus Satteldorf.

Mit einer Tafel.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1894.

(Separat-Abdruck aus der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«.
LVIII. Band, 3. Heft.)

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut Tübingen verfertigt. Ich bin meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Eimer, zu sehr großem Danke verpflichtet für die Anregung zu der Arbeit und das rege Interesse, welches er derselben stets entgegengebracht hat. Besonderen Dank schulde ich Herrn Dr. Hesse, der mich seiner Zeit auf die rothen Linien und Punkte der Ringelnatterembryonen aufmerksam machte, für die freundliche Unterstützung in allen technischen und sachlichen Fragen.

Litteraturverzeichnis.

I. Dr. G. H. Theodor Eimer, a) Zoologische Studien auf Capri. II. Lacerta muralis coerulea. Leipzig 1874. — b) Über das Variiren der Mauereidechse. Berlin 1881. — c) Über die Zeichnung der Thiere. I. Säugethiere. a) Raubthiere. Zool. Anzeiger 1882, 1883, 1884. — d) Über die Zeichnung der Vögel u. Säugethiere. Württembergische Jahreshefte. 1883. — e) Bruchstücke aus Eidechsenstudien. Humboldt 1883. — f) Über die Zeichnung der Thiere. I, II, III, IV, V, VI. Humboldt 1885, 1886, 1887, 1888. — g) Über die Zeichnung der Vogelfedern. Humboldt 1887. — h) Die Verwandtschaftsbeziehungen der Raubthiere. Humboldt 1890. — i) Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.

II. Dr. phil. Franz Werner, a) Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen. Wien 1890. — b) Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. Zool. Jahrb. Bd. VI. Abth. für Syst. — c) Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. Zool. Jahrb. Bd. VII. Abth. für Syst.

III. Dr. Heinrich Rathke, Entwicklungsgesch. der Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.

IV. Dr. C. K. Hoffmann, Schlangen u. Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. Abth. III.

V. Dr. G. Schwalbe, »Über den Farbenwechsel winterweißer Thiere«, ein Beitrag zur Lehre vom Haarwechsel und zur Frage nach der Herkunft des Hautpigmentes. Morphol. Arbeiten. Bd. II. 1893.

Die angegebenen Werke sind im Folgenden mit den Nummern citirt, unter denen sie hier aufgezählt sind.

Man sollte denken, dass die Zeichnung der Wirbelthiere schon längst von der Wissenschaft zu dem Gegenstande des eingehendsten Studiums gemacht worden wäre, da ja die Zeichnung neben der Form dasjenige ist, was an jedem Thiere unmittelbar ins Auge fällt. In Wirklichkeit ist dies durchaus nicht der Fall. Wenn in der älteren Litteratur die Zeichnung überhaupt berücksichtigt wird, so geschieht es meist im Dienste der Systematik, jedenfalls geht die Berücksichtigung kaum über die Stufe der bloßen Beschreibung hinaus. In den letzten Jahren ist darin eine wesentliche Wendung eingetreten; durch das Werk von Professor Eimer »Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse«, welches eine Bearbeitung der Varietäten von Lacerta muralis nach ganz neuen Gesichtspunkten enthält, hat die Behandlung der Wirbelthier-Zeichnung die Stufe der bloßen Beschreibung und Aufzählung überschritten und wirkliche Selbständigkeit und Wissenschaftlichkeit erreicht. Wenn früher das Betonen der Verschiedenheit der Exemplare von Lacerta muralis zu der Aufstellung einer Unzahl von Varietäten geführt hatte, so ist es Eimer in dem genannten Werke gelungen, durch Betonen des allen Varietäten Gemeinsamen die wichtigsten Gesetzmäßigkeiten in ihrer Zeichnung zu entdecken, insbesondere den Nachweis dafür zu erbringen, dass auch die verwickeltsten Zeichnungen auf eine einfache Grundform zurückgeführt werden können und sich daraus nach ganz bestimmten Gesetzen entwickelt haben. Und die Bedeutung dieser Gesetze wurde noch wesentlich erhöht dadurch, dass Eimer ihre Gültigkeit auch für andere Thierklassen in der schon angeführten Arbeit und mehreren folgenden [1] gezeigt hat.

Die typische Grundform der (dunkeln) Eidechsenzeichnung besteht nach Eimer [2] aus gewissen Längsstreifen; dieselben sind in der Reihenfolge von der Mitte des Rückens nach dem Bauche hin:

1) ein unpaares »Mittelband« (I. Zone);

2) ein Paar von »oberen Seitenbändern« (II. Zone);

[1] I, c—h. [2] I, b, p. 328 ff.

3) ein Paar von »mittleren Seitenbändern« (IV. Zone);
4) ein Paar von »unteren Seitenbändern«, welche an die Bauchschilder angrenzen.

Bei den Schlangen, wenigstens bei den einfach gezeichneten, finden sich genau dieselben Bänder, zum Theil in Form von wirklichen Streifen, wie bei den Eidechsen, zum Theil in Form von regelmäßig angeordneten Fleckenreihen. Ein Beispiel für diese Form der Zeichnung, welche nach Eimer gegenüber den Streifen eine vorgerücktere Stufe darstellt, bietet unsere Ringelnatter mit der Modifikation, dass bei ihr das »Mittelband« oder eine ihm entsprechende Fleckenreihe fehlt.

Schon eine flüchtige Betrachtung zeigt hier die Gesetzmäßigkeit in der Stellung der schwarzen Flecken, welche die Rumpfzeichnung von Tropidonotus natrix ausmachen. Sie bilden drei Paare von Längsreihen, von denen die oberste auf der achten Schuppenreihe (von den Bauchschildern an gezählt), die mittlere auf der vierten bis fünften »gegenüber der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule«[1], die unterste auf der ersten oder zweiten verläuft.

Im Folgenden werde ich die Fleckenreihen als »obere Seitenreihe«, »mittlere Seitenreihe« und »untere Seitenreihe« bezeichnen, entsprechend den Namen Eimer's, da diese die ursprünglich in die Litteratur eingeführten Benennungen sind. Ein Einführen neuer Bezeichnungen, wie es Werner in seinen Arbeiten gethan hat, ohne die Namen Eimer's zu berücksichtigen (Medianstreifen = Mittelband, Dorsalstreifen = oberes Seitenband, Lateralstreifen = mittleres Seitenband, Marginalstreifen = unteres Seitenband), halte ich für zwecklos und verwirrend.

Die angegebene Gesetzmäßigkeit in der Zeichnung der Ringelnatter besteht, histologisch ausgedrückt, in nichts Anderem als in der Thatsache, dass bei den Pigmentanhäufungen — denn die schwarzen Flecken entstehen durch Anhäufung des schwarzen Farbstoffs im Rete Malpighi und den anliegenden Schichten der Cutis[2] — gewisse Längs-

[1] Vgl. p. 8.

[2] Bei der erwachsenen Natter befindet sich an Stellen, wo keine Flecken sind, das gelbbraune Pigment in den äußersten Schichten der Cutis, vielleicht auch im Rete Malpighi, das schwarze Pigment in den tieferen Schichten der Cutis. An Stellen dagegen, wo sich Flecken befinden, liegt das schwarze Pigment in großer Masse in den Schichten der Cutis, welche an das Rete Malpighi angrenzen, theilweise auch in letzterem. Das schwarze Pigment verhält sich also bei den erwachsenen Thieren wesentlich wie bei den Embryonen (vgl. Fig. 13 u. 14), welche noch kein gelbbraunes Pigment besitzen, nur ist die Menge desselben in den obersten Schichten der Cutis im Verhältnis zu der im Rete Malpighi bei den erwachsenen außerordentlich viel größer (vgl. auch p. 22 f.).

zonen der Haut und innerhalb dieser wieder gewisse Punkte bevorzugt sind.

Diese Bevorzugung kann keine zufällige sein wegen der genauen Regelmäßigkeit der Lage dieser Flecken. Der Grund dafür kann auch nicht in der Struktur der Haut an den betreffenden Stellen liegen, wenigstens waren bei einer mikroskopischen Untersuchung von ausgewachsenen Nattern und Embryonen keinerlei Unterschiede von dem Epithel an anderen Stellen zu entdecken.

Man steht also vor der Frage: mit welchen anatomischen oder entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen hängt die genannte Thatsache zusammen, woher kommt es, dass bei den Pigmentanhäufungen im Epithel von Tropidonotus natrix gewisse Punkte bevorzugt und dass dieselben in einer Längsreihe angeordnet sind, eine Frage, die wohl schon dann von Bedeutung wäre, wenn es sich dabei nur um die Erklärung einer Gesetzmäßigkeit bei der Ringelnatter allein handeln würde, die aber um so mehr Interesse beanspruchen darf, da die angegebenen Verhältnisse nicht der Ringelnatter eigenthümlich, sondern, wie Anfangs betont wurde, eine gemeinsame Eigenschaft vieler Schlangen und sogar Eidechsen sind.

Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, einen Beitrag zur Beantwortung der aufgestellten Frage zu liefern auf Grund von Untersuchungen an Ringelnatterembryonen. Das Material dazu lieferte mir eine Natter, die im Terrarium des zoologischen Instituts hier gegen Ende Juli Eier abgelegt hatte; ich ließ sie im angefeuchteten Miste sich entwickeln, habe dann Anfangs alle zwei, später alle drei bis vier Tage ein Ei geöffnet und den Embryo zuerst in toto mit sehr schwachen, dann auf Querschnittserien mit stärkeren Vergrößerungen untersucht.

Bei der ersteren Art der Untersuchung waren auf der Oberfläche der jüngeren Embryonen verschiedene zinnoberrothe Quer- und Längslinien oder in Längsreihen befindlicher Punkte zu beobachten.

Besonders auffallend ist auf beiden Seiten je ein breiter rother Längsstreifen, der vor dem Auge mit mehr karminrother Färbung beginnt, bis an dasselbe herantritt, hinter demselben zum Vorschein kommt und nun ununterbrochen und vollkommen zinnoberroth etwa auf der Mitte der Seiten des Thieres bis beinahe zur Spitze des Schwanzes sich fortsetzt (vgl. Fig. 1, 2, 3 *III*). Zu bemerken ist dabei noch, dass von diesen Längsstreifen hinter dem Kopfe seitliche Verästelungen abgehen, welche sich dem Rücken zu vielfach unter einander verzweigen, und dass auch vor dem Auge solche Verästelungen, wenn auch in geringerer Ausdehnung, zu sehen sind.

Diesen Streifen parallel verläuft mehr auf der Höhe des Rückens erst hinter dem Kopfe beginnend bis nahe der Schwanzspitze je eine weit schmälere rothe Linie (Fig. 1 u. 2 *II*). Sie ist in manchen Fällen gänzlich oder wenigstens eine Strecke weit ersetzt durch einzelne gleich weit von einander entfernte rothe Punkte, die dann aber in eine Längsreihe angeordnet sind, welche sich als Verlängerung jener Linie darstellt. Die Punkte sind ohne Zweifel identisch mit den schon von Rathke (p. 101) erwähnten »rothen Punkten«.

Wie das eben genannte Linienpaar dorsalwärts von den zuerst angeführten Streifen liegt, so findet sich auch ventralwärts davon ein weiteres Linienpaar (Fig. 3 *IV*). Es ist nur vom Halse bis in die Gegend des Afters zu verfolgen und kann in ganz ähnlicher Weise wie das zweite der geschilderten Linienpaare durch Punkte ersetzt sein, doch kommt hier dieser Fall weit seltener vor.

Zu erwähnen ist noch der Vollständigkeit halber eine unpaarige Linie von sehr geringer Breite, welche auf der Mitte des Rückens vom Kopfe bis in die Nähe der Schwanzspitze zu beobachten ist (Fig. 1 *I*).

Sowohl am Rumpfe als am Schwanze sind die Längslinien verbunden durch ein System von ebenfalls zinnoberrothen Querstreifen, welche dorsalwärts und ventralwärts von den Längsstreifen *III*[1] am Rumpfe mehr oder weniger unregelmäßig, am Schwanze ziemlich regelmäßig verlaufen. Ihre Einmündungsstellen in die Längslinien zeichnen sich durch größere Breite oder intensivere Färbung aus (Fig. 2 u. 3).

Übrigens waren bei keinem der beobachteten Embryonen Längs- und Querlinien alle neben einander auf der ganzen Länge des Rumpfes und Schwanzes sichtbar, so wenig eine derselben bei einem Thiere ganz fehlte. Nur äußerst selten waren Fälle, wie sie der Fig. 2 abgebildete Schwanz wiedergiebt, wo an einer Stelle des Körpers alle hier überhaupt vorkommenden Längs- und Querlinien — es ist hier auch, was nicht gut zu zeichnen war, der Mittelstreif *I* vorhanden — sich in beinahe schematischer Klarheit und Regelmäßigkeit darstellen. Von großer Beständigkeit war nur das Längslinienpaar *III*, während die übrigen oft nur durch geringe Andeutungen vertreten waren; alle hatten die Eigenschaft, während der Beobachtung an einzelnen Stellen, an denen sie zuerst sichtbar gewesen waren, plötzlich zu verschwinden.

Die eben gegebene Beschreibung gilt auch noch für die Zeit, in welcher die Schuppenanlagen hervortreten. Wenn aber die Schuppenbildung von vorn nach hinten fortschreitend bedeutender wird, be-

[1] Die rothen Längslinien sind auch im Folgenden einfach als Längslinien resp. Längslinienpaar I bezw. II, III, IV aufgeführt, entsprechend der Numerirung in den Fig. 1, 2, 3.

ginnen die rothen Linien zuerst vorn, dann immer weiter nach hinten zu verschwinden. Zu derselben Zeit erscheinen die ersten Spuren der Zeichnung.

Ich habe denjenigen Embryo, welcher von allen untersuchten — es sind dies außer den selbst gezogenen sämmtliche in der zoologischen Sammlung in Tübingen und im Stuttgarter Naturalienkabinett befindliche Exemplare — so weit sie überhaupt eine Zeichnung erkennen ließen, den geringsten Grad der Zeichnung trug, in Fig. 4 möglichst naturgetreu abzubilden versucht. Man sieht daraus, dass diese ursprüngliche Anlage der Zeichnung besteht jederseits aus einigen matt blauschwarz gefärbten Flecken auf dem vorderen Theile des Körpers (Fig. 4 *M.S*), die gleich weit von einander abstehend eine Längsreihe bilden. Es ist die »mittlere Seitenreihe« entsprechend der Bezeichnung Eimer's. Sie liegt genau an der Stelle, an welcher sich die oben erwähnten rothen Längsstreifen *III* befunden hatten, wie durch Vergleichung mit den hinteren Theilen des abgebildeten Thieres, wo die rothen Längslinien noch deutlich zu sehen sind (Fig. 4), eben so durch Vergleichung mit jüngeren Thieren, welche dieselben noch trugen, leicht festgestellt werden konnte.

Das von mir hier geschilderte erste Stadium der Zeichnung stimmt nicht ganz mit der Beschreibung, welche Rathke von der Entstehung der Ringelnatterzeichnung giebt. Er sagt nämlich [1]: »Wie die Schuppen und Schienen der Hautbedeckung, die Wirbel und Rippen, dessgleichen die Intercostalgefäße und Venennetze der Haut zuerst am Halse, zuletzt ganz hinten am Schwanze bemerklich werden, so auch die Färbung der Haut. Es geschieht dies aber, indem zuerst in denjenigen Schuppen, welche den Rücken bedecken, lauter sehr kleine und der hinteren oder hervorragenden Hälfte der Schuppe angehörige schwarze Punkte zum Vorschein kommen, welche allenthalben in mäßig großer Entfernung von einander abstehen und sich mit dem bloßen Auge nicht von einander unterscheiden lassen. Etwas später wird an einigen Schuppen der hintere Rand, indem sich jene Pigmentflecken daselbst besonders stark vermehren und vergrößern, schwarz gesäumt und es wird der Saum breiter, indess der übrige Theil der Schuppe, weil sich jene Flecken weniger stark in ihm vermehren, nur eine graue Farbe erhält. Die Schuppen aber, in welchen diese stärkere Färbung zuerst kenntlich wird, befinden sich jederseits gegenüber der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule [2]. In dieser Gegend bildet sich durch den angegebenen Process eine einfache Reihe von dunkleren, größeren Flecken, welche alle in mäßig großer Entfernung von einander liegen,

[1] III, p. 186. [2] cf. p. 5.

und deren jeder auf zwei bis drei Schuppen vertheilt ist.« Demnach würde also das erste Stadium der Zeichnung darin bestehen, dass alle Schuppen gleichmäßig schwarze Punkte besitzen, das von mir geschilderte würde erst als eine spätere Form zu betrachten sein. Wäre dem so, so hätte man nothwendig zu erwarten,

1) dass bei dem Fig. 4 abgebildeten Embryo sich jene schwarzen Punkte in Form von Pigment in allen Schuppen, nicht nur an den genannten Flecken finden müsste;
2) dass bei einem nur um drei oder vier Tage jüngeren Embryo schon die Punkte und also auch Pigment in allen Schuppen anzutreffen wäre.

In Wirklichkeit ergab aber die genaue Untersuchung auf Querschnittserien, wie ich schon jetzt vorgreifend bemerken möchte, dass

1) bei dem älteren der beiden Embryonen (Fig. 4) — abgesehen von ganz bestimmten, später[1] zu erwähnenden durchaus nicht beliebig gelegenen Stellen — Pigment im Epithel nur an den Flecken,
2) bei dem jüngeren überhaupt kein Pigment in der Haut vorhanden war.

Es wäre ja möglich, dass ein Theil des Pigments durch die Konservirungsflüssigkeiten ausgezogen worden wäre, aber ein Theil müsste sich doch an anderen Stellen eben so gut erhalten haben[2], wie es an den Flecken in der That der Fall ist. Ich glaube wegen der bezeichneten Gründe annehmen zu müssen, dass die von mir geschilderte Form der Zeichnung wirklich die ursprünglichere ist, so unwahrscheinlich es an sich ist, dass ein so genauer Beobachter wie Rathke die Flecken bei den jüngeren Embryonen übersehen und erst bei Thieren in einem vorgerückteren Stadium bemerkt haben sollte. Allerdings spricht dafür die von Rathke angegebene Größe der Flecken, da er von ihnen (l. c.) sagt, dass sie auf zwei bis drei Schuppen vertheilt seien; bei dem von mir abgebildeten Embryo nahmen sie höchstens $1\frac{1}{2}$ Schuppen ein. Zur Zeit wo die Flecken schon die Größe von zwei bis drei Schuppen erreicht haben, finde ich auch Pigment in allen Schuppen. Rathke scheint eben der Entwicklung der Zeichnung weniger Beachtung zu schenken, wenigstens behandelt er sie gegenüber der Ausführlichkeit, mit welcher er andere Verhältnisse darstellt, ziemlich kurz und erwähnt z. B. die später zu besprechenden Flecken der unteren Seitenreihe überhaupt nicht.

Die weitere Entwicklung der Zeichnung schildert Rathke an-

[1] p. 23 f. [2] cf. p. 22.

schließend an die angeführte Stelle folgendermaßen: »Um ein Weniges später nehmen auf diese Weise jederseits auch die Schuppen, welche der zweiten, dritten und vierten Reihe von oben angehören, ein stärkeres Kolorit an und es bildet sich sonach auch oben am Rücken jederseits eine Reihe von Flecken. Ist dies geschehen, so nimmt die Färbung immer mehr überhand und wird der Färbung der erwachsenen Natter ähnlich.« Dazu ist zu bemerken, dass diese Rückenflecken nichts Anderes sind als die Flecken der »oberen Seitenreihe«. Auch von dieser Fleckenreihe gilt wie von der »mittleren Seitenreihe«, dass sie entsteht genau an der Stelle eines der oben genannten Längslinienpaare[1] und zwar der Linien *II*; auch ihre erste Anlage besteht aus einigen wenigen auf dem vorderen Theile des Rumpfes gelegenen Flecken. Die »mittlere Seitenreihe« setzt sich in dieser Periode nicht nur nach hinten bis beinahe zur Schwanzspitze fort, sondern auch nach vorn, indem in der Verlängerung der Reihe hinter den Augen je ein Fleck entsteht, der von dem bis dahin ersten der Reihe etwa denselben Abstand hat, wie die folgenden Flecken unter sich. Zu diesen »Hinteraugenflecken« kommt später noch ein »Vorderaugenfleck« in der Verlängerung der Reihe vor den Augen hinzu, so dass nun auch an den Stellen, wo in Fig. 4 noch der vordere Theil der rothen Seitenlinie *III* durchscheint, sich Flecken befinden. Die Längsstreifen *III* sind dann der ganzen Ausdehnung nach durch eine kontinuirliche Fleckenreihe, die »mittlere Seitenreihe«, Hinter- und Vorderaugenfleck, ersetzt.

In der folgenden Periode, in der sich eine zunehmende Färbung der Haut des Rückens bemerkbar macht, tritt auch ventralwärts von der »mittleren Seitenreihe« eine weitere Fleckenreihe, die dritte der der Ringelnatter charakteristischen[2], und zwar zuerst vorn hinter dem Kopfe auf. Bei ihr wiederholt sich die beachtenswerthe Erscheinung, dass ihre Lage genau zusammenfällt mit der eines der rothen Längslinienpaare, hier der Linien *IV*; und wenn die Reihe später nach hinten an Länge zunimmt, so geschieht dies nur so weit, bis sie die Ausdehnung der Linien *IV* erreicht hat, also bis in die Gegend des Afters[1]. Es ist die »untere Seitenreihe«, also auch ontogenetisch »die jüngste Bildung unter den drei Paaren von Fleckenreihen[3]«, was bezüglich ihrer phylogenetischen Entstehung Werner aus ganz anderen Gründen erschlossen hat. Auch die obere Seitenreihe gewinnt in dieser Periode an Länge, jedoch nur nach hinten bis in die Gegend der Schwanzspitze, in voller Übereinstimmung mit dem, was p. 7 von der Ausdehnung der entsprechenden Linien *II* bemerkt war.

[1] p. 7. [2] cf. p. 5. [3] II, a, p. 22.

Damit hat die Zeichnung eine Gestalt erlangt, wie sie das erst kurz ausgeschlüpfte und mit ganz geringen Änderungen auch das ältere Thier trägt. Nur zwei Punkte wären noch zu erörtern, die Entstehung desjenigen Theiles der Zeichnung, der bei Betrachtung einer Ringelnatter sofort ins Auge fällt, der gelben und der schwarzen Halsflecken, die bei manchen Exemplaren dadurch, dass die Flecken von beiden Seiten auf der Mitte des Rückens zusammenstoßen, ein gelbes und schwarzes Halsband bilden (vgl. die französische Bezeichnung Couleuvre à collier).

Die Besprechung der Entstehung des gelben Halsbandes würde mich hier zu weit führen, ich möchte sie einer späteren Arbeit aufsparen. Bezüglich der Bildung der schwarzen Halsflecken hat die Untersuchung der Embryonen zu dem Resultate geführt, dass sie, die später so bedeutende Dimensionen annehmen, entwicklungsgeschichtlich entstehen durch eine Verschmelzung des ersten Flecken der »mittleren Seitenreihe« mit dem ersten der »oberen Seitenreihe« (zum Theil auch noch dem ersten der unteren Seitenreihe). Man findet nämlich hinter einander folgende Stadien:

1) Der erste Fleck der »mittleren Seitenreihe« eben so groß wie die folgenden der Reihe,
2) derselbe Fleck etwas größer als die anderen der Reihe,
3) der erste Fleck der mittleren Seitenreihe mit dem ersten der oberen verschmolzen, jedoch so, dass beide noch als selbständige Flecken sichtbar sind,
4) die beiden Flecken zu einem großen homogenen Halsflecken verschmolzen.

Wichtiger als diese Erscheinung selbst ist mir die Thatsache, dass sich zu ihr ein Analogon in der Gestalt der rothen Linien findet: die Halsflecken entstehen nämlich genau an der Stelle, wo sich die starken seitlichen Verästelungen[1] der Seitenstreifen (*III*) befunden hatten, ähnlich wie auch der »Vorderaugenfleck« zusammenfällt mit den Verzweigungen, welche der vorderste Theil der Streifen *III* vor den Augen ausschickt[1].

Damit habe ich zu schildern versucht, was bei Untersuchung der Embryonen in toto zu beobachten war. Für die Fragen, welche Eimer und Werner bei der Wirbelthierzeichnung verfolgt haben, stellte sich außer der Erklärung der schwarzen Halsflecken heraus, dass die Flecken auf Rumpf und Schwanz von Tropidonotus natrix, die in den von Eimer bei den Eidechsen u. A. beschriebenen und als Grundzeichnung

[1] p. 6.

erkannten Linien liegen, wenigstens ontogenetisch als durchaus primär zu betrachten sind; für die Hypothese, die Werner wahrscheinlich zu machen sucht[1], wonach die ursprüngliche Zeichnung der Ringelnatter »aus drei breiten Längsstreifen« bestehe, ergaben sich lediglich keine Anhaltspunkte.

Für die vorliegende Untersuchung ist wesentlich besonders die Thatsache, dass die Fleckenreihen der älteren Ringelnatterembryonen nach Lage und Ausdehnung genau übereinstimmen mit den rothen Längslinien der jüngeren Embryonen.

Bei der genauen mikroskopischen Untersuchung auf Querschnittserien musste demnach die erste Frage der Natur der rothen Linien gelten. Es zeigte sich sofort, dass es Blutbahnen sind. Es soll nun die erste Aufgabe sein, den Verlauf und Zusammenhang dieser Blutbahnen anzugeben, so weit er für das Folgende in Betracht kommt. Zu beachten ist dabei aber, dass die später beschriebenen Verhältnisse nur gelten für dasjenige Stadium, in welchem sich ein Embryo nicht lange ehe er die ersten Spuren der Zeichnung bekommt, befindet, etwa für den Anfang der von Rathke definirten III. Periode.

Das Linienpaar *III*, an dessen Stelle nachher die Fleckenreihe liegt, stellt sich auf Querschnitten jederseits als ein außerordentlich weites, dünnwandiges Gefäß dar, das zweifellos die von Rathke sogenannte Vena epigastrica ist. Man vergleiche einmal die Lage der in Fig. 7 als *V.epig* bezeichneten Gefäße mit der Schilderung, welche Hoffmann von der Lage der Vena epigastrica giebt, indem er von ihr sagt[2]: »— weiter verläuft sie ungefähr in der Höhe der Chorda dorsalis zwischen der Epidermis und der Somatopleura des Myotoms nach hinten«. Wenn dann Rathke bezüglich der Weite der Vena epigastrica meint[3], dass sie darin der Aorta nicht nachstehe, und weiter unten bemerkt, dass »beide Venen, im Ganzen betrachtet, aus einer größeren Entfernung als zwei mäßig breite rothe Streifen erscheinen«, so dürfte durch dies Alles die Identität des in Frage stehenden Gefäßes mit der Vena epigastrica genügend festgestellt sein. Nur Eines scheint damit nicht zu stimmen. Die Seitenstreifen *III* wurden oben[4] als vor den Augen beginnend und bis an die Spitze des Schwanzes sich fortsetzend beschrieben, von der Vena epigastrica macht dagegen Hoffmann die Angabe[2]: »nach vorn hängt dieselbe mit der Vena jugularis zusammen —, weiter verläuft sie — nach hinten, wo sie in die Vena cardinalis sich

[1] II, a, p. 44 ff. [2] IV, p. 2076. [3] III, p. 179. [4] p. 6.

ergießt. Die Vena epigastrica bildet demnach einen dicken Verbindungszweig zwischen der Vena jugularis und dem Hinterende der Vena cardinalis«. Die Vena epigastrica dehnt sich also nur von der Gegend des Herzens bis zum After aus. Ein Blick auf die Fig. 5, 6 u. 8, welche Abbildungen von Querschnitten, beziehungsweise vor den Augen, hinter den Augen und durch den Schwanz sind, zeigt aber unmittelbar, dass sowohl vor den Augen, als hinter den Augen, als am Schwanze sich an den Seiten je ein Gefäß befindet, welches der Lage nach ziemlich genau übereinstimmt mit der Vena epigastrica von Fig. 7.

Die Vene, welche hinter dem Auge der Vena epigastrica entspricht (Fig. 6 *V.jug*), ist nichts Anderes als die weite Vena jugularis selbst. Sie sendet hinter der Ohrkapsel die von Rathke mehrfach abgebildeten [1] Verzweigungen aus, welche dann das Bild der seitlichen Verästelungen der Streifen *III* geben, von denen oben [2] die Rede war. Die Vena jugularis verläuft nach vorn bis hinter das Auge, theilt sich hier in zwei Zweige, die zum Gehirn gehende Vena cerebralis und die Vena facialis, welche unter dem Auge vorbeigeht, vor demselben wieder erscheint und dort jene Verzweigungen bildet, welche als Verzweigungen der Streifen *III* oben [2] schon erwähnt wurden. Die Thatsache, dass sie etwas tiefer liegt als Vena jugularis und epigastrica, erklärt wohl, dass sie in etwas dunklerer Färbung durchscheint [2] als jene mehr an der Oberfläche liegenden Gefäße.

Für die Fortsetzung der Vena epigastrica auf den Schwanz existiert kein besonderer Name, Rathke scheint sie als Anastomose zwischen den Quergefäßen des Schwanzes aufzufassen. Ich habe sie in Fig. 8 mit *V.epur* = »Vena epurica« bezeichnet, da sie auf dem Schwanze nach Lage und Funktion genau dasselbe ist wie die Vena epigastrica auf den Bauchplatten; sie besitzt ausgesprochenes Endothel und recht beträchtliche Weite, kaum geringere als die Hauptvene des Schwanzes, die Vena caudalis.

Die Übereinstimmung, welche in der Lage der Vena facialis, jugularis, epigastrica und »epurica« an den verschiedenen Theilen des Körpers besteht, ist es also, welche die Erscheinung des kontinuirlichen, über die ganze Länge des Körpers ausgedehnten Streifen *III* hervorruft.

Von größter Wichtigkeit ist der Umstand, dass von der Vena epigastrica in regelmäßigen Abständen Quergefäße abgehen, welche eine direkte Verbindung der genannten Vene mit den Venen innerhalb der Somatopleura herstellen, und zwar in der in Betracht kommenden

[1] III, Taf. V. [2] cf. p. 6.

Periode mit der Vena cardinalis (nach Hoffmann[1] zum Theil auch mit der Vena umbilicalis), später nach Obliteration der Vena cardinalis mit den »hinteren Intercostalvenen«. Die Figuren 10 und 11 zeigen die Abzweigungen dieser Quergefäße (*Q.G*) von der Vena epigastrica, die erstere bis kurz vor die Einmündung in die Vena cardinalis; bei beiden befindet sich die Einmündungsstelle in das innere Gefäß auf einem der nächsten Schnitte der Serie. Analog sind auch die Verhältnisse am Schwanze, indem auch von der Vena »epurica« solche Quergefäße in die Vena caudalis abgehen.

Diejenigen Gefäße, welche den paarigen Längsstreifen *II* und *IV* und dem unpaaren *I*[2] entsprechen, stehen in engem Zusammenhange unter sich und mit den als rothe Querstreifen durchscheinenden Hautvenen; ich will desshalb versuchen sie im Zusammenhang mit einander zu behandeln und verweise hauptsächlich auf die schematische Figur 9. Vielleicht kann dieselbe dazu dienen, den Verlauf der dünnen Gefäße, um die es sich hier handelt, etwas anschaulicher zu machen, als er es durch die Schilderung Rathke's[3] wird, der ihn übrigens in fast allen Punkten kennt.

Wie aus den Figuren 2, 3 und 9, sodann aus der Abbildung von Rathke[4] hervorgeht, verläuft vom Rücken (Fig. 9 a, a') und vom Bauch her (b, b') je ein System von Hautvenen, welche direkt unter der Cutis ihren Weg nehmen und von denen immer das des Rückensystems zugleich mit dem ihm entgegenkommenden des Bauchsystems in die Vena epigastrica senkrecht zu derselben einmündet und dadurch sein Blut durch Vermittlung des Querganges (*Q.G*) der Vena cardinalis zuschickt. Vor dem Herzen sind an Stelle der Vena cardinalis bezw. Vena epigastrica zu setzen die »vorderen Intervertebralvenen« bezw. Jugularvenen, am Schwanze die Vena caudalis bezw. Vena »epurica«, dann gilt nach Rathke das eben Gesagte auch von diesen Theilen des Körpers.

Dorsal und ventral von der Vena epigastrica sind die eben erwähnten Hautvenen jeder Seite durch je eine Vene verbunden, welche der Längsrichtung des Körpers nach verläuft und der Vena epigastrica an Weite bedeutend nachsteht. Diese Venen sind identisch mit den Längsstreifen *II* und *IV* (Fig. 1, 2, 3). Die von der Vena epigastrica dem Bauche zu gelegene Vene ist ein regelmäßig ausgebildetes Gefäß (Fig. 7 *IV*), welches in der Nähe des Herzens beginnt und bis zum After sich fortsetzt, wo sie mit der Vena epigastrica zusammenzulaufen scheint. Die dorsalwärts davon gelegene Vene ist, wie es

[1] IV, p. 2076. [2] cf. Fig. 1, 2, 3. III, p. 57, 101, 103, 105, 177 ff.
[4] III, Taf. VII, Fig. 21.

scheint, kein vollkommen ausgebildetes Gefäß, sondern wohl mehr ein Blutsinus ohne eigentliches Endothel, wesshalb ich sie auch auf den Querschnitten 7 und 8 nicht eingezeichnet habe. Rathke fasst die beiden Paare von Längsvenen als Anastomosen zwischen den quer verlaufenden Hautvenen auf. Dadurch, dass sich die Endverzweigungen der oberhalb der Vena epigastrica befindlichen Hautvenen (Fig. 9 *a'*) beider Seiten durch eine »Queranastomose« vereinigen, »bildet sich — nach der Beschreibung Rathke's[1] — in der Mitte des Rückens ein vom Kopf bis ans Ende des Schwanzes verlaufendes, recht weites und unter der Haut liegendes Gefäß, das die letzten Enden jener Zweige (*a'*) unter einander verbindet«. Es ist das Fig. 7 mit *I* bezeichnete Gefäß, welches der Längslinie *I* entspricht, für das Folgende übrigens nicht weiter in Betracht kommt.

Zu besprechen ist noch der Zusammenhang, in welchem diese Hautvenen mit den Hauptarterien und -venen des Körpers stehen. Von der Aorta (am Schwanze von der Arteria caudalis) gehen in regelmäßigen Abständen die Intercostalarterien aus (Fig. 9 *e*) und theilen sich, wenigstens am Rumpfe, in zwei Äste, einen Rückenast (*c*) und einen sofort in die beiden Arterien *d* und *d'* sich verzweigenden Bauchast.

Der Rückenast *c* verläuft zwischen den Muskelbündeln des Rückens nach oben bis unter die Cutis, wo er sich in die Hautvenen *a* resp. *a'* ergießt gerade an der Stelle, wo diese mit den Hautvenen *a* resp. *a'* des folgenden Segments durch das Längsgefäß *II* verbunden sind. Ist das Längsgefäß wirklich vorhanden, so stoßen in diesen Einmündungsstellen (Fig. 9 *II*) vier Gefäße zusammen: die Hautvenen *a* und ihre Verlängerungen der Mitte des Rückens zu *a'*, der Sinus *II* und die aus dem Inneren des Körpers kommenden Intercostalarterien *c*. An Stellen, wo der Längssinus *II* nicht vorhanden oder wenigstens kein Blut in ihm gestaut ist, sieht man von außen die Einmündungsstellen als jene intensiv rothen Punkte, welche die rothe Längslinie *II* ersetzen können[2]. Zusammen mit den Hautvenen *a* und den die Vena epigastrica mit der Vena cardinalis verbindenden Quergefäßen (*Q.G*) bilden die Rückenäste *c* der Intercostalarterien das erste System von »Gefäßschlingen«, denen Rathke eine so bedeutende Aufmerksamkeit widmet[3]. Sie vermitteln einen direkten Zusammenhang zwischen der Aorta und der Vena cardinalis jeder Seite. Wahrscheinlich stehen mit diesen Gefäßschlingen in Verbindung dünne Venen, welche an der Außenseite der Muskelbündel des Rückens verlaufen und in die Vena epigastrica an deren innerer Seite einmünden (Fig. 9 *g*).

[1] III, p. 179. [2] cf. p. 7. [3] III, p. 57, 101, 104 ff.

Von den Bauchästen der Intercostalarterien nehmen die äußeren *d* ihren Weg vorbei an den Quergefäßen (*Q. G*) durch das Bindegewebe zwischen Haut und Rippenanlagen bis unter die Cutis und ergießen sich dort in das Längsgefäß *IV* gerade da, wo von diesem die Hautvenen *b* resp. *b'* abgehen. Auch an diesen Einmündungsstellen stoßen also regulärer Weise vier Gefäße zusammen und auch die hier in Betracht kommenden Gefäße (*e — d — b — Q. G*) bilden ein weiteres System von »Gefäßschlingen« und damit eine direkte Verbindung zwischen Aorta und Vena cardinalis.

Ein Nebenschluss dieser Verbindung kommt zu Stande durch die inneren Bauchäste *d'* der Intercostalarterien einerseits, die Verlängerungen *b'* der Hautvenen *b* andererseits; die Umbiegungsstellen an den Enden der Rippen (Fig. 9 *V*), wo die arteriellen Zweige *d'* mit den venösen *b'* zusammentreffen, erscheinen auch hier als intensiv rothe Punkte (Fig. 3 *V*). Die Arterien *e* und *d'* stellen zusammen mit den Venen *b'*, *b* und *Q.G* und zwischen *b* und *Q.G* die Vena epigastrica, das zweite System von Aorta und Vena cardinalis unmittelbar verbindenden »Gefäßschlingen« dar, welches Rathke p. 105 zum ersten Male erwähnt. Zu diesen Gefäßschlingen scheinen außerdem noch die Venen zu gehören, welche von den Quergefäßen *Q.G* sich ventralwärts abzweigen (Fig. 9 *f* und Fig. 12 *f*) und die inneren Äste *d'* der Intercostalarterien sicher eine Strecke weit begleiten; ihren weiteren Verlauf habe ich nicht sicher verfolgen können, sie stehen wohl in einem ähnlichen Verhältnis zu den Arterien *d'* und den Venen *b'*, wie die Venen *g* zu den Arterien *c* und den Hautvenen *a*.

Das Gesagte wird, denke ich, genügen, um den Verlauf dieser für das Folgende wichtigen Gefäße klar zu legen. Nimmt man die eben entwickelten Beziehungen zwischen den unter der Haut verlaufenden Gefäßen und den früher[1] geschilderten rothen Längslinien zusammen mit dem oben[2] festgestellten Zusammenhang zwischen diesen Längslinien und den Fleckenreihen, so erhält man zwischen den Längsgefäßen und den Fleckenreihen die Relation, dass an denjenigen Längszonen, in denen später die Fleckenreihen entstehen, Längsgefäße unter der Haut verlaufen, in welche aus dem Innern des Körpers in regelmäßigen Abständen Gefäße einmünden.

Der Zustand dieser Gefäße, wie ich ihn im Vorhergehenden angegeben habe, erleidet nun von der Mitte der von Rathke definirten

[1] cf. p. 6. [2] cf. p. 12.

»III. Periode« an wesentliche Veränderungen und in engem Zusammenhange damit stehen die Verhältnisse, welche zur Anlage der Zeichnung führen.

Zuerst sollen die Beobachtungen bei der Vena epigastrica und der ihr entsprechenden »mittleren Seitenreihe« geschildert werden, da ich nur hier die Untersuchung ins Einzelne durchführen konnte. Aus praktischen Gründen will ich dabei verschiedene Stufen unterscheiden, die eben nur als willkührlich herausgegriffene Stadien einer allmählichen Entwicklung zu betrachten sind.

I. Stufe (Fig. 10).

Als erste Stufe kann derjenige Zustand angesehen werden, welcher im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde: die Vena epigastrica jeder Seite durch Quergefäße (*Q.G*) in Verbindung mit den Venen im Inneren des Körpers, in dieser Zeit noch den Venae cardinales. Die Vena epigastrica selbst zeigt unter dem Mikroskop die specifischen Eigenschaften eines in Thätigkeit befindlichen Gefäßes, massenhaft darin vorhandene Blutkörper und klar abgegrenztes Endothel.

Pigment, das bei jüngeren Embryonen nur in der Chorioidea anzutreffen war, tritt nun zuerst auf in dem Bindegewebe, welches den inneren, die Leibeshöhle umschließenden Theil der Bauchplatten bildet. Es befindet sich stets in Form von braunschwarzen Körnern, welche ziemlich fein, mit starken Vergrößerungen aber immer als solche sichtbar sind (also nicht etwa als diffuser Farbstoff), in dem Plasma von Bindegewebszellen und ihren Fortsätzen. Solche pigmentführende Bindegewebszellen sind noch ziemlich selten, haben aber dann das Pigment in bedeutender Menge, so dass sie und ihre Fortsätze von Pigment ganz durchsetzt sind. Ein Zusammenhang dieses Pigments mit dem der Chorioidea darf wohl von vorn herein als ausgeschlossen angesehen werden, auch war nirgends eine Beobachtung zu machen, die in irgend welcher Hinsicht auf einen derartigen Zusammenhang hingewiesen hätte. Ein Embryo, der nur um wenige Tage jünger ist als derjenige, bei welchem ich das erste Pigment fand, hat noch keine Spur davon; bei dem letzteren erscheint es, wie angegeben, zwar nur in einzelnen Bindegewebszellen, aber in diesen schon in bedeutender Menge. Ob es in denselben entstanden, oder von außen in dieselben gekommen ist, das zu entscheiden, fehlt mir jede Andeutung.

II. Stufe (Fig. 11 und 12).

Die Vena epigastrica zeigt eigenthümliche Erscheinungen: in den Wänden des Gefäßes treten Wucherungen von Bindegewebszellen auf,

welche ihre Fortsätze in das Gefäß hinein aussenden, so dass von einem eigentlichen Endothel an vielen Stellen gar nicht mehr die Rede sein kann. Außerdem durchziehen an den Stellen, an welchen ein Quergefäß (*Q.G*) in die Vena epigastrica einmündet, Züge von Bindegewebszellen die ganze Vene in der Richtung des einmündenden Gefäßes, wie es Fig. 11, auch die übrigens bezüglich des Pigments ein späteres Stadium darstellende Fig. 13, eben so in schwacher Vergrößerung Fig. 15 zeigt. Die Vene macht den Eindruck, dass sie in Obliteration begriffen sei.

Wichtig ist es, dass in dieser Periode das Pigment nicht auf den inneren Theil der Bauchplatten beschränkt bleibt, sondern auch in dem die Quergefäße *Q.G* begrenzenden Bindegewebe erscheint, außerdem da, wo diese Gefäße in die Vena epigastrica einmünden, auch in denjenigen Bindegewebszellen, welche um das Endothel der Vene liegen oder an Stelle desselben getreten sind, eben so in denjenigen, welche die erwähnten, die Vena epigastrica durchsetzenden Bindegewebszüge bilden, schließlich, wenn auch selten, in der Cutis (Fig. 12). Dies gilt aber eben nur von denjenigen Stellen der Vena epigastrica, wo jene Quergefäße (*Q.G*) dem Inneren des Körpers zu sich von ihr abzweigen.

Mit den Bindegewebszügen tritt zum Theil in diesem Stadium, zum Theil erst im nächsten noch eine Veränderung ein. Sie bilden sich nämlich zu Gefäßen aus (*V.G* Fig. 12), welche eine Verbindung herstellen zwischen den Quergefäßen (*Q.G*) und damit der Vena cardinalis, und den Hautvenen *a* und *b*. Das venöse Blut der Bauch- und Rückenplatten, welches durch jene Hautvenen aufgenommen wird, ergießt sich also jetzt nicht mehr in die Vena epigastrica und von hier aus erst durch die Quergefäße nach innen, sondern durch die neugebildeten Blutbahnen direkt aus den Hautvenen in die Quergefäße: die Vena epigastrica ist damit außer Thätigkeit gesetzt. Die Entwicklung der Bindegewebszüge zu den Verbindungsgefäßen (*V.G*) lässt sich aufs schönste verfolgen, da an den verschiedenen Stellen zum Theil eines und desselben Thieres alle möglichen Übergänge vorhanden sind zwischen einem Bindegewebszug ohne jegliches Lumen und einer vollkommen ausgebildeten, nach außen in die Hautvenen, nach innen in das Quergefäß (*Q.G*) einmündenden Vene. Ich mache darauf besonders aufmerksam, da diese Vorgänge nicht bekannt zu sein scheinen. Rathke giebt zwar an, dass die Vena epigastrica verkümmere, macht aber über die von ihm vorher beschriebenen »Venengeflechte«, worunter er nicht nur die Vena epigastrica selbst, sondern auch ihre »Äste«, zweifellos eben die Hautvenen *a* und *b*, versteht, die Bemerkung[1]: »Schon eine

[1] III, p. 180.

geraume Zeit früher, als sich die Hautbedeckung zu färben beginnt, die dritte Periode also ihr Ende erreicht hat, ist von ihnen keine Spur mehr vorhanden«. Nach dem vorher Gesagten ist das wohl von der Vena epigastrica selbst richtig, nicht aber von den Hautvenen, die bis dahin ihre Äste waren. Diese sind vollkommen deutlich bei ziemlich älteren Embryonen, welche schon alle Fleckenreihen tragen, und bei denen von der Vena epigastrica keine Spur mehr zu sehen ist, vorhanden. Ihre Verbindung nach innen ist genau in der Weise hergestellt, wie es schon Fig. 12 darstellt, nur wäre dabei das Lumen der Vena epigastrica durch Bindegewebe ersetzt zu denken. Wenn diese zarten Venen in dieser Periode nach außen nicht mehr durchscheinen, so ist das wohl auf Rechnung der zunehmenden Verdickung der Haut zu setzen. — In dem schon mehrfach citirten Werke von Hoffmann wird die Obliteration der Vena epigastrica überhaupt nicht erwähnt.

III. Stufe (Fig. 13 und 14).

Während als zweites Stadium diejenige Stufe der Entwicklung bezeichnet wurde, in welcher sich ein Embryo befand, der nur um wenige Tage jünger war, als der Fig. 4 abgebildete, ist eben dieser der Repräsentant des dritten Stadiums.

Die Vena epigastrica befindet sich bei ihm noch wesentlich in demselben Zustande, wie bei den jüngeren, höchstens sind an manchen Stellen die Wucherungen in den Seiten des Gefäßes stärker geworden, so dass man oft kaum sagen kann, wo ursprünglich das Gefäßendothel anfing und das umgebende Bindegewebe aufhörte (cf. Fig. 14).

Ein Fortschritt aber ist eingetreten: Das Pigment befindet sich nicht nur in dem Bindegewebe in und um die Vena epigastrica, nicht nur in der Cutis, sondern auch im Rete Malpighi sind Pigmentablagerungen, aber eben nur an denjenigen Stellen der Epidermis über der Vena epigastrica, welche einer Einmündungsstelle eines Quergefäßes in die Vene gegenüberliegen[1]. Wo ein Quergefäß sich von der Vena epigastrica abzweigt, zeigt sich auch immer Pigment in der Epidermis (wenigstens an den vorderen Theilen des Körpers). Es sind also nun von denjenigen Gebieten, in denen Pigment zuerst auftrat, dem die Leibeshöhle umgebenden Bindegewebe, bis zu jenen Flecken in der Epidermis zusammenhängende Pigmentbahnen zu verfolgen, deren Enden eben jene Pigmentablagerungen im Rete Malpighi sind.

[1] Die Einmündungsstellen, welche in den Fig. 13 und 14 nicht gezeichnet sind, befinden sich auf einem der nächsten Schnitte der Serie.

Die Schlüsse, die aus den angegebenen Beobachtungen unmittelbar folgen, enthalten wohl schon die Lösung der Anfangs[1] aufgestellten Frage, wenigstens bezüglich der Flecken der »mittleren Seitenreihe«.

Diese Pigmentansammlungen in der Epidermis sind nämlich sicher identisch mit den außen am Embryo sichtbaren und Fig. 4 abgebildeten Flecken der »mittleren Seitenreihe« (*M.S*). Bei der geringen Dicke der Hornschicht müssten sie wenigstens mit dem Mikroskope außen sicher als dunklere Flecken gesehen werden können; wären sie also nicht identisch mit den Flecken der »mittleren Seitenreihe«, so müssten sie neben diesen zu beobachten sein, was nicht der Fall ist. Außerdem stimmen sie nach Größe und Abstand so vollkommen überein, dass über die Identität kein Zweifel sein kann.

Dann, glaube ich, sind zur Erklärung der Beobachtungen nur zwei Annahmen möglich.

Entweder:

Das Pigment, welches zuerst im Inneren des Körpers auftritt, wird von wandernden Bindegewebszellen nach der Epidermis verschleppt, wobei diese den Bahnen noch thätiger oder in Obliteration begriffener, bis unter die Haut verlaufender Gefäße folgen.

Oder:

Das Pigment, welches zuerst im Inneren des Körpers entsteht, entsteht später auch successive von innen nach außen in und um Blutbahnen, welche von dem Inneren ausgehen, und schließlich auch in denjenigen Stellen der Cutis und Epidermis, an welche diese Bahnen herantreten.

Die Gründe, welche für oder gegen die eine oder andere Annahme sprechen, werde ich später Gelegenheit haben zu erörtern; für die Frage, um die es sich hier handelt, ist es gleichgültig, welcher von beiden man den Vorzug giebt. Ich habe am Anfange die Frage aufgeworfen: mit welchen anatomischen oder entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen hängt es zusammen, dass bei den Pigmentanhäufungen in der Cutis und Epidermis von Tropidonotus natrix gewisse Punkte bevorzugt und in Längsreihen angeordnet sind.

Nach den Resultaten, welche die vorliegenden Untersuchungen ergeben haben, kann die Antwort nur diese sein:

1) Die Bevorzugung gewisser Punkte überhaupt ist darauf zurückzuführen, dass das Pigment den Bahnen von Gefäßen folgt, welche aus dem Inneren des Körpers in regelmäßigen Abständen nach der Oberfläche verlaufen, sei es nun, dass es in diesen Bahnen

[1] Vgl. p. 6.

durch wandernde Bindegewebszellen verschleppt wird und desshalb zu den Stellen des Epithels, an welches diese Gefäße herantreten, zuerst gelangt, oder dass es in diesen Bahnen successive von innen nach außen sich bildet und demnach an den betreffenden Stellen der Epidermis und Cutis zuerst entsteht.

2) Die Anordnung der Punkte in einer Längsreihe erklärt sich daraus, dass jene Gefäße in eine der Länge des Körpers folgende Vene einmünden; die Flecken, welche die Endpunkte der dem Verlauf nach mit jenen Gefäßen übereinstimmenden Pigmentbahnen sind, müssen demnach auf der über der Vene befindlichen Längszone[1] des Epithels und also in einer Längsreihe liegen.

Erklärt ist damit allerdings nur die zeitliche Bevorzugung jener Punkte, die Thatsache, dass in ihnen das Pigment früher als an anderen Stellen der Epidermis auftritt, nicht aber die quantitative Bevorzugung, dass nämlich in ihnen das Pigment auch später in größerer Menge vorhanden ist. Doch dürfte die quantitative Bevorzugung eine unmittelbare Folge der zeitlichen sein. Denn die Pigmentirung an jenen Stellen müsste wegen ihres zeitlichen Vorsprunges derjenigen an anderen Stellen auch quantitativ voraus sein, wenn man nur annimmt, dass die Pigmentabscheidung an ihnen mit der an anderen Stellen gleichen Schritt hält. So weit sich aber aus Schnitten durch ältere Embryonen beurtheilen lässt, ist nicht nur dies der Fall, sondern sie geht auch in der Folgezeit an jenen Stellen rascher vor sich als an anderen, vielleicht unter dem Einfluss der gerade zu ihnen führenden Gefäße.

Noch ein weiterer Umstand ist zu beachten. Ich bemerkte in einer Anmerkung p. 5, dass bei ausgewachsenen Nattern das schwarze Pigment, da wo Flecken liegen, sich im Rete Malpighi und den äußersten Schichten der Cutis befindet, an anderen Stellen dagegen in den tieferen Lagen der Cutis. Auch bezüglich der Lage des Pigmentes ergiebt sich hieraus also eine gewisse Bevorzugung jener Punkte. Ich vermuthe den Grund dafür in dem leicht nachzuweisenden Umstand, dass die Epidermis mit der Zeit wesentlich an Festigkeit zunimmt. An den zeitlich bevorzugten Stellen nämlich, also neben den Flecken, fällt das Auftreten des Pigmentes in eine Zeit, wo das Rete Malpighi noch aus

[1] cf. p. 8.

ziemlich lose neben einander gelagerten Zellen besteht; an den anderen Stellen dagegen erscheint das Pigment erst in einer Periode, wo die Festigkeit der Epidermis bedeutend zugenommen hat und desshalb der Ablagerung resp. Ausscheidung von Pigment in den Intercellularlücken einen größeren Widerstand entgegensetzen wird, wesshalb hier das Pigment auf die lockere Cutis beschränkt bleibt. Eine Stütze findet diese Vermuthung in der Thatsache, dass auch an den Stellen, wo sich Flecken befinden, das Pigment im Rete Malpighi später kaum vermehrt wird, während zu dem in den obersten Schichten der Cutis gelegenen bedeutende Mengen hinzukommen.

Auf die Gültigkeit der oben gezogenen Schlüsse mache ich natürlich nur Anspruch für dasjenige Gebiet, auf das sich die Beobachtungen, welche die Basis jener Schlüsse bildeten, bezogen, für die »mittlere Seitenreihe« so weit sie über der Vena epigastrica liegt, d. h. für denjenigen Theil derselben, welcher von der Gegend des Herzens bis zum After verläuft. Für die übrigen Theile der mittleren Seitenreihe habe ich gar keine, für die obere und untere Seitenreihe nur weniger genaue Untersuchungen machen können. Derjenige nämlich von den von mir gezogenen Embryonen, welcher das höchste Alter erreichte, ist eben der in Fig. 4 abgebildete, und dieser besitzt nur den angegebenen Theil der mittleren Seitenreihe, eine ganz geringe Anlage der oberen Seitenflecken, die untere Seitenreihe dagegen gar nicht; die anderen Embryonen gingen alle zu Grunde. Die hier mehrere Jahre in Alkohol konservirten, so ziemlich alle Stufen der Entwicklung darstellenden Exemplare waren wohl geeignet, die allmähliche Ausbildung der Zeichnung, wie sie im ersten Abschnitte geschildert wurde, erkennen zu lassen — ein Beweis, dass Alkohol das schwarze Pigment nicht in erheblichem Maße auszieht[1] —, zeigten sich aber für eine feinere mikroskopische Untersuchung ziemlich unbrauchbar.

Bei dem hinteren, über der Vena »epurica« gelegenen Theil der mittleren Seitenreihe war auch eine Untersuchung kaum nöthig. Die Analogie der dort vorhandenen Verhältnisse mit denen der Vena epigastrica ist nach dem oben[2] Mitgetheilten eine vollkommene. Auch hier liegt die Fleckenreihe genau über der unter der Haut verlaufenden Vene, auch hier münden in diese aus dem Inneren des Körpers in regelmäßigen Abständen Quergefäße ein, außerdem stimmt die Vena »epurica«, wie ich schon oben[2] hervorgehoben habe, nach Lage und Funktion so genau mit der Vena epigastrica überein, dass die Annahme, es verdanke der hintere Theil der mittleren Seitenreihe seine Ent-

[1] cf. p. 9. [2] p. 13.

stehung denselben Ursachen, wie der mittlere Theil, wohl nicht als zu gewagt erscheint. Und dass auch zwischen Vena jugularis resp. facialis und den darüber liegenden Flecken ein enger Zusammenhang besteht, das wird sehr wahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass einer Ausbreitung des Gefäßes in Form von seitlichen Verästelungen auch eine Ausbreitung des an dieser Stelle gelegenen Fleckens entspricht[1]; doch wäre hier eine genauere Untersuchung immerhin interessant, da gerade diese Erscheinung im übrigen Verlauf der mittleren Seitenreihe kein Analogon hat.

Bezüglich der Flecken der »oberen Seitenreihe« war es nicht möglich, das allmähliche Auftreten des Pigments bis zu dem Punkte zu verfolgen, wo es in der Epidermis erscheint und eben die Flecken der »oberen Seitenreihe« bildet. Der in Fig. 4 dargestellte Embryo besaß diese Pigmentablagerungen in dem Epithel schon, aber in so geringem Maße, dass sie von außen kaum als Flecken sichtbar waren, wesshalb sie auch in Fig. 4 nicht gezeichnet sind. Bei dem um einige Tage jüngeren Embryo findet sich Pigment in relativ beträchtlicher Menge nur in dem Bindegewebe, welches den inneren Theil der Bauchplatten ausmacht, in ganz geringer Menge aber auch schon in dem Bindegewebe, welches die von der Aorta ausgehenden Intercostalarterien (Fig. 9 *c*) umgiebt. Dieser Zustand kann hier als I. Stadium bezeichnet werden. An dem vorderen und etwas weiter entwickelten Theile desselben Thieres, an welchem nach dem früher Gesagten auch schon Pigment in den Bindegewebszügen der Vena epigastrica sich zeigt, ist in so fern ein gewisser Fortschritt zu bemerken, als das Pigment nun auch, wenn auch selten, rings um jene Vene, welche von der Vena epigastrica an der Außenseite der Muskeln dorsalwärts verläuft (Fig. 9 *g*), zu beobachten ist.

Das II. Stadium wäre dann durch den Embryo Fig. 4 vertreten. Die Arterien *c* sowohl als die Venen *g* sind nur in ihrem inneren Theile zu verfolgen, weiter außen ist an ihre Stelle lockeres Bindegewebe getreten. Pigment erscheint einestheils in dem Bindegewebe, welches den inneren Theil der Intercostalarterien *c* umgiebt (Fig. 15 *c'*), und in demjenigen, welches an Stelle des äußeren Theils derselben getreten ist (Fig. 15 *c''*), bis hinauf zu den Punkten, wo diese Arterien unter der Haut in die Hautvenen *a* resp. *a'* und die Längsvene II einmündeten; und gerade hier trifft man geringe Mengen[2] von Pigment auch in der Cutis und Epidermis, welche die ersten Anlagen der »oberen Seiten-

[1] cf. p. 11 u. 13.

[2] In Fig. 15 ist das Pigment der oberen Seitenreihe der Deutlichkeit halber etwas zu stark gezeichnet.

reihe« bilden (Fig. 15 *OS*). Andererseits ist Pigment in dem Bindegewebe rings um die Venen *g* (Fig. 15 *g'*), so weit diese als Gefäß sichtbar sind, oder in ihrer dorsalen Fortsetzung in bedeutenderer Menge vorhanden als in dem I. Stadium. Es sind also zwei ganz bestimmte, in ihrem äußeren Verlauf zusammenfallende Bahnen, auf denen pigmentirte Bindegewebszellen zu treffen sind (Fig. 15 *c'–c''* u. *g'–c''*).

Demnach folgt also: Die Flecken der »oberen Seitenreihe« sind die Endpunkte von ganz bestimmten Pigmentbahnen, welche von denjenigen Gebieten im Inneren des Körpers, in denen Pigment zuerst auftrat, nach der Epidermis hinführen. Diese Pigmentbahnen fallen zusammen mit dem Verlaufe von Gefäßen, welche theils noch vorhanden theils durch lockeres Bindegewebe ersetzt sind.

Auch hier, glaube ich, bleibt nichts übrig, als entweder anzunehmen, dass das Pigment in jenen Bahnen durch wandernde Bindegewebszellen, in deren Plasma und Fortsätzen es auch hier immer nur auftritt, verschleppt wird oder dass es in diesen Bahnen successive von innen nach außen entsteht. Jedenfalls wird bezüglich der Gründe, welche hier zur Entstehung einer regelmäßigen Fleckenreihe führen, genau dasselbe zu sagen sein wie bei der mittleren Seitenreihe [1]:

1) Die Flecken entstehen an denjenigen Stellen des Epithels, an welches aus dem Inneren des Körpers Pigmentbahnen, die mit dem Verlauf von Gefäßen übereinstimmen, in regelmäßigen Abständen herantreten.
2) Da diese Gefäße einmünden in eine unter der Haut gelegene Längsvene, oder falls diese fehlt, da die Einmündungsstellen jedenfalls in einer Längsreihe angeordnet sind[2], so muss von den Pigmentbahnen und also auch von ihren Endpunkten, eben den Flecken, dasselbe gelten.

Die Verhältnisse sind hier also außerordentlich ähnlich denen, welche bei der Anlage der mittleren Seitenreihe in Betracht kommen. Nur Eines möchte ich nicht ohne Weiteres behaupten, nämlich dass es sich auch hier um Obliterationsvorgänge handle. Zwar wurde im Vorhergehenden bemerkt, dass die äußeren Theile sowohl der Intercostalarterien *c* als auch der an der Außenseite der Muskelbündel des Rückens verlaufenden Venen *g* in der Periode, in welcher die Dorsalflecken zur Anlage kommen, ersetzt seien durch lockeres Bindegewebe

[1] cf. p. 20. [2] cf. p. 7 u. 15.

und dasselbe gilt auch von dem dorsalen Theil der Hautvenen *a* und den Venen *a'*; auch habe ich nie mit Sicherheit Blutkörper innerhalb dieses Bindegewebes gefunden. Trotzdem könnte Rathke Recht haben, wenn er sagt[1], dass von dem Ende der II. Periode an die Intercostalarterien an der Stelle, wo sie an die Haut gelangen, sich verästeln und also nicht mehr einfach in die Hautvenen übergehen. Wenn man sich überlegt, welches Bild diese Verästelungen unter dem Mikroskope geben müssten, so wird man wohl zu erwarten haben, dass diese feinen Verästelungen eines schon an und für sich feinen Gefäßes im Bindegewebe eben auch wie lockeres Bindegewebe aussehen würden, wenn nicht gerade Blut in ihnen gestaut ist. Demnach wäre es sehr wohl denkbar, dass das lockere Bindegewebe nichts ist als ein von den capillaren Verzweigungen der Intercostalarterien resp. Hautvenen durchsetztes Gewebe; die Annahme einer Obliteration der betreffenden Gefäße ist jedenfalls nicht nothwendig. Übrigens ist der histologische Vorgang, der bei einer solchen Ersetzung eines vorher einfachen Gefäßes durch capillare Verästelungen eintritt, nicht sehr verschieden von dem, welcher bei der Obliteration zu beobachten ist: in beiden Fällen handelt es sich um Wucherungen von Bindegewebszellen in dem Innenraum des Gefäßes, welche im ersten Falle — abgesehen von der nothwendigen Erweiterung des Gefäßgebietes — den Raum für eben jene Capillaren frei lassen, im zweiten dagegen das Lumen des Gefäßes vollkommen ausfüllen.

Zu besprechen ist noch die Anlage der »unteren Seitenreihe«. Das Wenige, was ich hier beobachten konnte, ist, dass das Pigment zuerst auftritt in der Umgebung der inneren Theile der Arterien, welche aus dem Inneren des Körpers, wo zuerst Pigment überhaupt vorhanden ist, hinführen zu denjenigen Längsvenen (*IV*), über denen die »unteren Seitenreihen« sicher entstehen[2]. Im gegebenen Falle sind diese Arterien die äußeren Bauchäste (*d*) der Intercostalarterien. Ob auch hier das Pigment einen kontinuirlichen Weg bildet von innen nach außen, der dem Verlauf jener Arterien folgt und dessen Endpunkt dann immer ein Fleck der »unteren Seitenreihe« wäre, ob es sich auch hier um Vorgänge der Obliteration oder capillaren Verästelung der vorher einfachen Arterien und Venen handelt, kann ich nicht entscheiden. Wenn man freilich das früher über die Längsvenen *II* und *IV* Gesagte[3] bedenkt und wenn man die schematische Figur 9 betrachtet, so wird die Symmetrie in der Lage der beiden Venenpaare und besonders die Ähnlichkeit in der Art, wie sie durch arterielle und venöse Gefäße mit den

[1] III, p. 105. [2] cf. p. 10. [3] p. 14 ff.

Hauptarterien und -Venen des Körpers verbunden sind, ohne Weiteres auffallen. Wenn dann über beiden Venenpaaren je eine Fleckenreihe entsteht, so liegt die Vermuthung nahe, dass es sich in beiden Fällen um wesentlich dasselbe handle. Man ist versucht, die bei der »oberen Seitenreihe« gefundenen Ergebnisse auch auf die »untere Seitenreihe« zu übertragen, muss sich dabei aber natürlich der Möglichkeit bewusst sein, dass noch gewisse Veränderungen anzubringen sind, wenn die Ergebnisse auch für die untere Seitenreihe gelten sollen.

Im Vorhergehenden[1] wurde die Frage offen gelassen, ob das Pigment in den angegebenen Bahnen aus dem Inneren des Körpers nach außen durch wandernde Bindegewebszellen verschleppt wird, oder ob es in diesen Bahnen und also auch den Endpunkten derselben, jenen Flecken in der Epidermis, erst entsteht. Die Frage ist demnach in letzter Linie identisch mit der nach der »Herkunft des Epithelpigments«, einer Frage, die gerade in den letzten Jahren von einer Reihe von Forschern behandelt wurde. Die meisten derselben sind durch ihre Untersuchungen, die sich auf die verschiedensten Thierklassen bezogen, zu dem Schluss gekommen, dass eine Übertragung des Pigments in das Epithel durch wandernde Bindegewebszellen in der That anzunehmen sei.

Erst kürzlich ist nun eine sehr interessante Abhandlung[2] über den Gegenstand von Prof. Dr. Schwalbe erschienen, in welcher dieser aus seinen Beobachtungen am Hermelin für dieses auf eine Entstehung des Pigments in der Epidermis selbst schließt — denn auf Schlüsse ist man hier unter allen Umständen angewiesen, da man ein Entstehen des Pigments unter dem Mikroskope eben so wenig direkt sehen[3] kann, wie ein Verschleppen desselben durch pigmentirte Wanderzellen — und dann in einer »kritischen Besprechung« der bis jetzt über die vorliegende Frage erschienenen Arbeiten eine andere Herkunft des Epithelpigments für »mindestens sehr zweifelhaft«[4] erklärt. Angeregt durch das Studium der Schwalbe'schen Schrift habe ich versucht, die Verhältnisse des Pigments bei den Ringelnatterembryonen nach denjenigen Richtungen hin zu untersuchen, welche mir nach jener Abhandlung für die ganze Frage als wesentlich erschienen.

1) Schwalbe schließt aus der sicher festgestellten Thatsache, dass einerseits Pigment in der Epidermis, dagegen nicht in dem darunter liegenden Bindegewebe, andererseits Pigment in dem Bindegewebe, dagegen nicht in der darüber liegenden Epidermis vorkommen kann,

[1] p. 20 f. u. p. 24. [2] V. [3] V, p. 578. [4] V, p. 590.

»auf die Unabhängigkeit der Epithel- von der Bindegewebspigmentirung«[1].

Ich habe meine Befunde bei den Ringelnatterembryonen nach dieser Richtung hin schon mitgetheilt[2]: Das Pigment tritt immer an denjenigen und nur an denjenigen Stellen der Epidermis auf, an denen auch die Cutis und das darunter liegende Bindegewebe bis hinein zur inneren Bauchwand pigmentirt ist. Daraus glaube ich schließen zu müssen, dass hier in der That ein Zusammenhang besteht zwischen der Epithel- und Bindegewebspigmentirung. Ein zwingender Grund für die Annahme der Entstehung des einen aus dem anderen durch Einschleppung liegt allerdings nicht vor.

2) Schwalbe spricht die Vermuthung aus, dass Bindegewebs- und Epidermispigment »ihre gemeinsame Quelle in der in den Saftbahnen des Bindegewebes und in den Intercellularlücken des Epithels sich verbreitenden Ernährungsflüssigkeit«[3] habe. Er bemerkt dazu weiter: »Endlich ist nicht außer Acht zu lassen, dass Pigment auch in den Saftlücken des Bindegewebes abgelagert werden kann. Allerdings wird dies von der Mehrzahl der Autoren in Abrede gestellt, widerlegt wurde aber diese Möglichkeit nicht.«

Ich habe demnach mit starken Vergrößerungen (Seibert's homogener Immersion 1/12) nach Pigmentkörnchen in den Bindegewebslücken gesucht, habe sie aber nirgends finden können, vielmehr ergab sich dadurch nur noch sicherer die Berechtigung meiner Behauptung[4], dass das Pigment im Bindegewebe nur in dem Plasma und den Fortsätzen der Bindegewebszellen selbst vorkommt.

3) Ein Hauptbeweismittel nimmt Schwalbe der »Einschleppungstheorie« dadurch aus der Hand, dass er die sternförmigen pigmentirten Zellen, welche sich zwischen den Epidermiszellen finden und die bis dahin immer für in die Epidermis eingewanderte Bindegewebszellen gehalten wurden, zurückführt auf eine Art mikroskopischer Täuschung. Er weist p. 583 auf die Erscheinung hin, dass sich im Epithel »ganze Netze mit Pigmentkörnchen injicirt« finden, dagegen »auf weite Strecken kein dazu gehöriger Zellkörper«. Es heißt dann: »Wollte man hier an Melanocyten festhalten, welche sich innerhalb der Intercellularlücken ausbreiten, so hätte man anzunehmen, dass diese immerhin kleinen Gebilde zu einem vollständigen Netz dünner Fäden, welches zahlreiche Epithelzellen einschließt, auflösen, oder dass dieses Netz durch Zusammenfließen mehrerer netzförmig ausgebreiteter Melanocyten entsteht, während derartige Produktionen von farblosen Wanderzellen im Epithel sonst nicht bekannt sind.« Diese Erscheinung

[1] V, p. 585. [2] p. 17 u. 24. [3] V, p. 586. [4] p. 17 u. 24.

lasse sich viel einfacher erklären, wenn man annehme, dass das Pigment in den Intercellularlücken abgelagert sei; auch dann werde man das Bild von sternförmig verästelten Zellen erhalten. Denn »denken wir uns noch so feine Schnitte durch ein mehrschichtiges Epithel gelegt, so wird es nicht ausbleiben, dass wir die zwischen gegenüber liegenden Zellflächen vorhandenen flachen Spalten bald im Durchschnitt senkrecht zu ihrer Flächenausdehnung, bald parallel der letzteren in den Schnitt bekommen. Im ersteren Falle erhalten wir Pigmentfäden, im letzteren einen scheinbar pigmentirten Zellkörper, in Wirklichkeit die den darunter liegenden Zellkörper deckende pigmentirte, in ihrer ganzen Flächenausdehnung sichtbare intercellulare Spalte«. »Ich habe bisher den einfacheren Fall angenommen, dass nur in den Intercellularlücken Pigment vorhanden sei. Es ist mir fraglich, ob dieser Fall thatsächlich vorkommt. — Wenn aber beides — (Pigmentablagerung in den Intercellularlücken und celluläre Pigmentirung) — vorkommt, so sind die äußerst wechselnden Formen sog. sternförmiger Pigmentzellen nach obigen Auseinandersetzungen nicht minder leicht verständlich.«

Ich habe die Bilder, welche die Schnitte durch die Haut der Ringelnatterembryonen bei starken Vergrößerungen ergaben, darauf hin geprüft, ob die Schwalbe'sche Annahme zu ihrer Erklärung hinreicht. Man hat es hier, wie ich ausdrücklich feststellen möchte, mit dem Falle zu thun, dass Pigment sich nur in den Intercellularlücken befindet, während die Epithelzellen selbst wenigstens in dem Stadium, in welchem sich die von mir untersuchten Thiere befanden — bei ausgewachsenen lässt sich das nicht recht beurtheilen —, nie pigmentirt sind. Man trifft hier auch »ganze Netze mit Pigmentkörnchen injicirt und auf weite Strecken keinen dazu gehörigen Zellkörper«, und in den allermeisten Fällen lässt sich in der That auf die Schwalbe'sche Annahme eine außerordentlich plausible und in ihrer Einfachheit bestechende Erklärung gründen. Dagegen spricht eben nur das, dass, wenn auch selten, doch in einzelnen Fällen ganz sicher Zellen mit Zellkernen vorhanden sind, von denen pigmentirte Verzweigungen ausgehen und die nach Form und Lage von den charakteristischen Zellen des Cylinderepithels total verschieden sind. Eine Erklärung dieser Kerne im Sinne der Schwalbe'schen Annahme muss hier als vollkommen ausgeschlossen betrachtet werden, besonders wenn sie zwischen Cutis und Rete Malpighi liegen und in beides ihre sicher zu verfolgenden Fortsätze ausschicken. In diesen — allerdings sehr seltenen — Fällen sind also die pigmentirten Verästelungen jedenfalls in der Nähe jener Zellkerne als pigmentirte Fortsätze jener Zellen in den Intercellularlücken der Epidermis anzusehen. Solche Vorkommnisse,

wenn sie einmal sicher konstatirt sind, machen immerhin wahrscheinlich, dass die Verhältnisse auch in anderen Fällen, wo Kerne in der Nähe nicht sichtbar sind, eben so liegen. Die Thatsache, dass auf weite Strecken kein Kern vorhanden ist, glaube ich wäre kein Grund dagegen. Man sehe sich nur einmal bei einem Ringelnatterembryo die pigmentirten Bindegewebszellen im Bindegewebe der Bauchplatten an: hier finden sich auch, und zwar in der allerschönsten Weise »ganze Netze mit Pigmentkörnchen injicirt und auf weite Strecken kein dazu gehöriger Zellkörper«. Warum sollen dieselben »Produktionen« pigmentirter Bindegewebszellen in der Epidermis unmöglich sein?!

Dem Gesagten ist wohl wenigstens das zu entnehmen, dass verschiedene Gründe, die Schwalbe der »Einschleppungstheorie« entgegenhält, nicht stichhaltig wären, wenn ich die Annahme machen würde, es finde bei den Ringelnatterembryonen eine Wanderung der pigmentirten Bindegewebszellen nach der Epidermis hin statt. Durch das von innen nach außen fortschreitende Auftreten der pigmentirten Bindegewebszellen auf ganz bestimmten Bahnen ist eine solche Annahme nahe gelegt, sie würde auch die beobachteten Erscheinungen befriedigend erklären. Zu bemerken ist aber, dass eben für die Annahme positive Gründe, Beobachtungen, die einen direkten Schluss auf Wanderung der Bindegewebszellen gestatteten, fehlen. Außerdem scheint mir durch eine Beobachtung Vorsicht geboten, die ich überall zu machen Gelegenheit hatte, im Vorhergehenden aber nicht besonders erwähnt habe, dass zwar in der ganzen Cutis an den in Betracht kommenden Stellen Pigment sich sicher zum Theil in verhältnismäßig bedeutender Menge vorfindet, aber gerade in den tiefsten, dem Inneren des Körpers zu gelegenen, allerdings auch wesentlich festeren Schichten, viel weniger häufig als in den äußeren dem Rete Malpighi anliegenden.

Für die andere Annahme, wonach das Pigment an denjenigen Stellen, an denen es beobachtet wird, also auch in der Epidermis selbst entsteht, habe ich nicht nur keine positiven Gründe, sondern sie scheint mir auch zu versagen bei der Erklärung der oben angeführten Thatsache, wonach das Epidermispigment auf diejenigen Stellen beschränkt ist, an denen auch das darunterliegende Bindegewebe pigmentirt ist, und dass an diesen Stellen erst dann Pigment in dem Epithel auftritt, wenn das darunter gelegene Bindegewebe pigmentirt ist.

Aus diesen Gründen glaube ich nicht die Berechtigung zu haben, in der oben[1] aufgestellten Frage mich nach der einen oder anderen Seite

[1] p. 20.

zu entscheiden; dass aber ein Zusammenhang zwischen den Gefäßen und der Pigmentirung besteht, das dürfte nach dem Vorhergehenden unzweifelhaft sein.

In der Frage nach der Herkunft des Hautpigments der Ringelnatter war es mir also nicht möglich, zu entscheidenden Ergebnissen zu kommen. Die Untersuchung galt ja auch von vorn herein nicht diesem Probleme, vielmehr drängte sich mir die Frage, deren Beantwortung die vorliegende Arbeit versuchen soll, auf bei Studien über die Zeichnung der Schlangen nach ähnlichen Gesichtspunkten, wie sie Eimer bezüglich der Wirbelthierzeichnung überhaupt verfolgte. Auch für diese Seite ergab die Untersuchung der Embryonen, wie schon hervorgehoben wurde[1], die wichtige Thatsache, dass die Fleckenzeichnung von Tropidonotus natrix »primär« ist, d. h. die Fleckenzeichnung die erste embryonale Anlage der Zeichnung bildet. Nach Allem, was wir über den Zusammenhang zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung wissen, ist man allerdings berechtigt, daraus Schlüsse auch für die phylogenetische Entstehung der Ringelnatterzeichnung zu ziehen, nicht aber dazu, sie auch auf die anderen Schlangen oder gar noch Eidechsen auszudehnen. In diesem Sinne scheint mir die Thatsache, dass von der hypothetischen Streifenzeichnung, die nach Werner noch jetzt in der dunkeln Rückenfärbung erhalten sein soll[2], embryonal keine Spur sich vorfindet, dass sie vielmehr auftritt erst nach der Fleckenzeichnung, unbedingt gegen die Werner'sche Annahme zu sprechen: man hätte ja sonst den eigenthümlichen Fall, dass das phylogenetisch Primäre ontogenetisch sekundär aufträte und umgekehrt. Überhaupt glaube ich auch noch aus ganz anderen Gründen[3], dass die Ausführungen[2] Werner's über die Natterzeichnung durchaus nicht das Richtige treffen — wie ja schon die zahlreichen, noch dazu in seinen drei verschiedenen Schriften wiederholten Verbesserungen die eigene Unsicherheit von vorn herein vermuthen lassen — und die Beiziehung von Amphiesma stolatum und rhodomelas für seine Ansicht zeigt mir nur, dass Werner sich auch bezüglich der Amphiesmazeichnung getäuscht hat.

Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass die Fleckenreihen der Ringelnatter ursprünglich aus Streifen entstanden sind. Aus den Befunden bei den Embryonen geht hervor, dass die Flecken von Tropidonotus natrix als primär anzusehen sind, so lange man nur die

[1] p. 11. [2] III, a, p. 42 ff.

[3] Diese Gründe werde ich in einer späteren Arbeit näher erörtern.

Natricinen in Betracht zieht. Dehnt man aber die Betrachtung auf die Gesammtheit der Schlangen aus, so ist es sehr wohl möglich, dass in diesem Rahmen die Fleckenzeichnung der Natter als eine sekundäre Form aufzufassen ist. Überhaupt sind die Schlangen sehr umgebildete, in ihrer Art fortgeschrittene Thiere, so dass es gerade nach den von Eimer aufgestellten Gesetzen nicht zu verwundern ist, wenn ihre Zeichnung eine sehr vorgeschrittene ist, und wenn die erste, ursprünglichste Zeichnung, die von Eimer bei den Echsen, ihren Stammeltern, beschriebene Längsstreifung, bei den Schlangen überwunden wäre und selbst in embryonalem Zustande nicht mehr wiederkehren sollte; bei den Schlangen vorkommende Längsstreifung würde dann als sekundär erscheinen.

Ich beschäftige mich gegenwärtig mit diesen Fragen, hier beabsichtige ich nicht näher darauf einzugehen: der eigentliche Zweck meiner Untersuchung war die Erforschung der entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Verhältnisse, welche die Gesetzmäßigkeit der Ringelnatterzeichnung bedingen. Nachdem Professor Eimer seiner Zeit zuerst auf diese Gesetzmäßigkeit für einen engen Kreis von Thieren aufmerksam gemacht hatte, ist die Thatsache dieser Gesetzmäßigkeit durch ihn selbst und Andere in der überraschendsten Weise festgestellt worden. Für die von Eimer aufgestellte Theorie dürfte es immerhin von Wichtigkeit sein, wenn die Frage nach den anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen, deren Produkt jene Gesetzmäßigkeit ist, die Frage also nach den Ursachen jener Gesetzmäßigkeit, wenn auch zunächst nur an einer Art verfolgt wurde.

Tübingen, Mai 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

A.coll, Arteria collaris;
Ao, Aorta;
O.S, obere Seitenreihe;
M.S, mittlere Seitenreihe;
Q.G, Quergefäß (cf. p. 14 f.);
V.epig, Vena epigastrica;
V.epur, Vena epurica;
V.G, Verbindungsgefäß (cf. p. 18);
zu *I*, *II*, *III*, *IV*, *V*, *a*, *a'*, *b*, *b'*, *c*, *c'*, *c''*, *d*, *d'*, *e*, *f*, *g* cf. Text.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Dorsale Ansicht des Schwanzes. Anfang der III. Periode. Vergr. 16.

Fig. 2. Seitenansicht des Schwanzes. Anfang der III. Periode. Vergr. 16.

Fig. 3. Seitenansicht des Rumpfes. Anfang der III. Periode. Vergr. 16.

Fig. 4. Seitenansicht eines Embryos. Mitte der III. Periode. Vergr. 10.

Fig. 5. Querschnitt vor dem Auge. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 6. Querschnitt hinter dem Auge. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 7. Querschnitt direkt vor dem Herzen. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 8. Querschnitt durch den Schwanz. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 9. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf. Anfang der III. Periode. Arterien roth, Venen blau.

Fig. 10—14. Querschnitte durch die Vena epigastrica aus der Mitte der III. Periode. Vergr. 140.

Fig. 15. Querschnitt vor dem Herzen. Mitte der III. Periode. Vergr. 70.

In den Fig. 10—15 ist das Pigment blau gezeichnet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

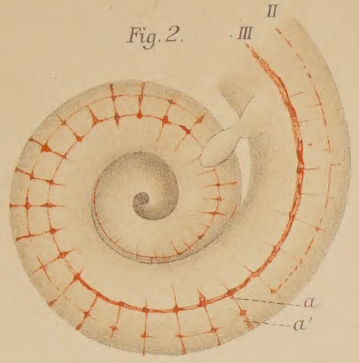

Fig. 2.

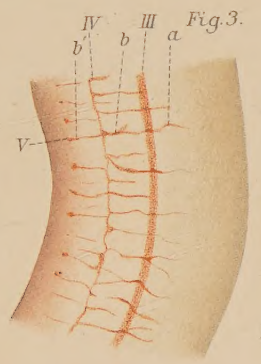

Fig. 3.

Fig. 4.

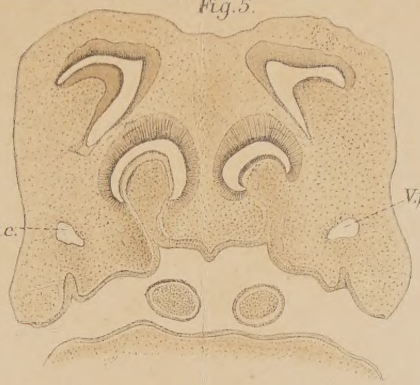

Fig. 5.

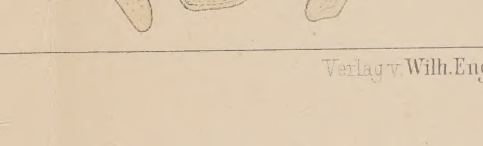

Fig. 6.

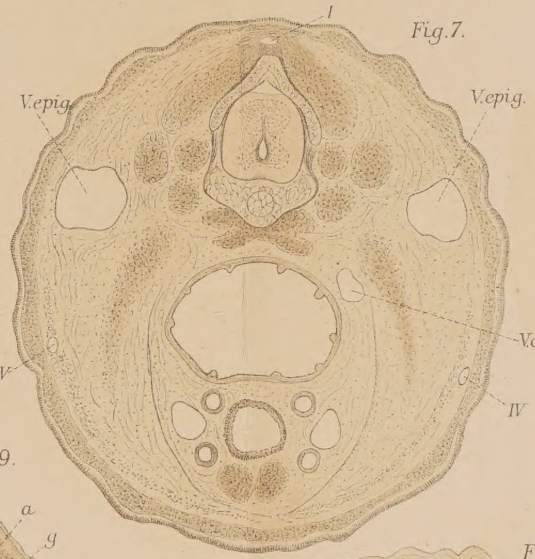

Fig. 7.

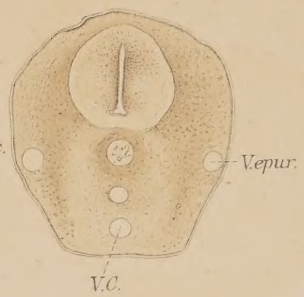

Fig. 8.

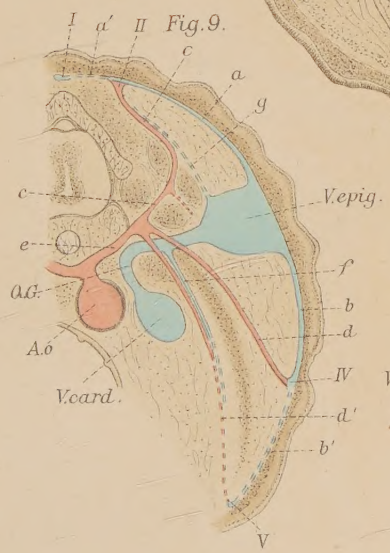

Fig. 9.

Fig.

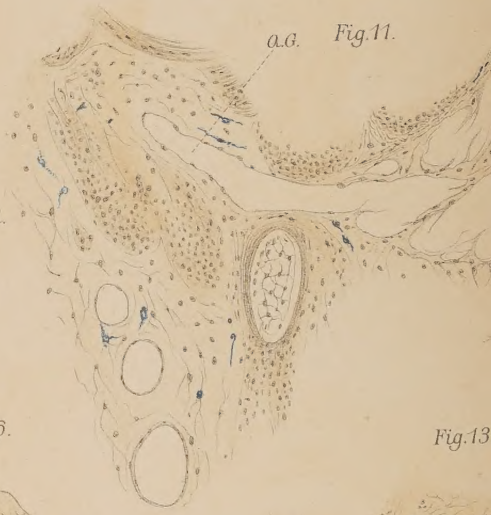

Fig. 11.

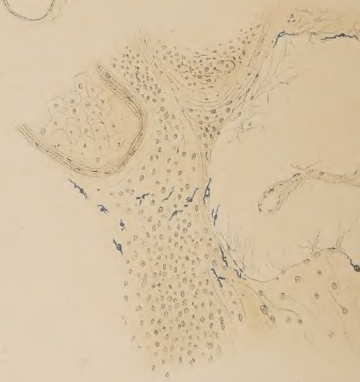
Fig. 13